

传粉昆虫行为的研究方法探讨

龚燕兵 黄双全*

(武汉大学生命科学院 武汉 430072)

摘要: 昆虫访花行为能对植物与传粉者相互作用的很多方面产生直接的影响, 因此相关研究对于理解植物的多样性和植物生殖生态过程非常重要。本文介绍了主要的传粉昆虫种类及其特征, 并探讨了昆虫访花行为及其影响因素的研究方法。同时还探讨了进行夜间传粉昆虫和群落水平上昆虫行为研究的方法, 以期能为植物—传粉者相互作用这一多学科交叉领域的学者, 尤其是植物学家和昆虫学家提供有益的参考资料。

关键词: 访花行为, 传粉昆虫, 野外方法, 群落水平, 夜间传粉者

On methodology of foraging behavior of pollinating insects

Yanbing Gong, Shuangquan Huang*

College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072

Abstract: Foraging behavior of pollinating insects can directly influence plant–pollinator interactions in many aspects, thus studies on pollinator behavior are important for understanding plant diversity and ecological processes of plant reproduction. In this paper, we describe the characteristics of major pollinating insects and discuss the methods for studying foraging behavior of pollinating insects and factors potentially influencing pollinator behaviors. We also suggest some practical methods for studying the roles of nocturnal pollinators and how to conduct studies of insect foraging behaviors at community level. The purpose of this introduction is to provide some useful information for future studies on this multidisciplinary research in China, particularly for botanists and entomologists.

Key words: foraging behavior, pollinating insects, field methods, community level, nocturnal pollinators

由于有花植物固着生长的习性, 其花粉传递依赖于一定的传粉媒介。除一些植物是借助风和水来传播花粉外, 大多数植物是依赖动物传粉的。已发现多种多样的动物可作为传粉者, 包括鸟类、蝙蝠、猴类、啮齿类和蜥蜴, 但绝大多数传粉者是昆虫。根据Wilson(1992)的估计, 昆虫和被子植物分别占已经描述的生物种类(约140万种)的一半和1/6左右。这两个类群的高度多样性与它们之间的相互关系构成了陆地生态系统中复杂的物种间相互关系。例如, 自然选择有利于植物产生一定的花部特征吸引某些特定的传粉者在同种植物个体之间传粉, 但是吸引某些特定的传粉者的花部特征也可能引起植食者的注意。植食者会破坏或取食花部器官,

从而降低植物的生殖力。有的植物通过产生生长的花管, 允许具有长吻的昆虫取食花管顶端的花蜜。但是, 短吻的昆虫可以直接盗取花管顶端的花蜜, 而不传递花粉。那么, 认识某一花部特征的进化, 既要考虑植物与传粉者之间的互利关系(mutualism), 也要考虑可能的拮抗作用(antagonism)。

在18世纪末, 德国学者Sprengel认识到访花昆虫具有传粉功能, 并首次提出花部结构是适应于花粉传递的。两百多年来, 人们已经认识到植物与传粉者相互作用的研究, 是探索生物多样性的起源和维持的一条重要途径。近年来, 我国不少学者也开始进行了相关研究。尽管尚处于起步阶段, 但已引起了许多青年学者的兴趣。由于研究对象涉及两个

收稿日期: 2007-06-12; 接受日期: 2007-09-19

基金项目: 国家自然科学基金(30770135)

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: sqhuang@whu.edu.cn

大的类群(植物与动物), 具有不同背景的学者在研究工作中常常面临如何进行研究的问题。目前, 我国该领域的学者大多是以植物为对象开展研究的, 因此特别需要了解传粉者的行为及其研究方法。本文就传粉昆虫的研究方法进行探讨, 希望能对开展植物与传粉者相互作用研究的学者有所裨益。

1 概述

昆虫传粉行为研究最基础的工作就是描述哪些昆虫访问哪些植物(Real, 1983), 因此, 首先必须对传粉昆虫种类有一定的了解。现在, 对传粉昆虫行为的研究不再是简单地描述传粉者种类, 更深入的研究主要包括两个方面, 即访花频率和花间运动式样。这两个方面可以直接影响传粉的成功、基因漂流和传粉者的能量投资。植物的个体、群体、群落及物理环境等因素都可以对昆虫传粉行为产生影响。

由于访花昆虫不一定是传粉者, 需要确定访花者是否携带了花粉, 并在花粉传递到柱头的过程中起了作用。确定某一植物的传粉者, 首先要了解该植物的生殖生物学基本特征。就花或花序的特征而言, 需要先了解花的性别和提供给访花者的食物报酬。因为访问者为植物传粉, 是为了觅食富含营养的花粉、花蜜或其他特殊的报酬(Heinrich & Raven, 1972; Pellmyr, 2002)。认识花部特征可从两个层次上着手, 即花部构成和开花式样(Barrett & Harder, 1996)。花部构成(floral design)是指花的结构、颜色、气味和给访花者提供的报酬等所有单花特征; 而开花式样(floral display)是指花在某一时刻开放的数量和在花序上的排列方式, 可看作花在群体水平上表现出的特征(黄双全和郭友好, 2000)。除此之外, 植物的个体大小和居群的密度以及群落中其他开花植物均对传粉者行为产生影响。另外, 环境温度、风速、太阳辐射、降雨等各种非生物因子同样影响传粉昆虫的访花行为。

2 传粉昆虫的种类及其基本特征

传粉昆虫的种类繁多, 主要分属于膜翅目、双翅目、鞘翅目、半翅目、鳞翅目、直翅目和缨翅目, 其中膜翅目占全部传粉昆虫的43.7%, 双翅目占28.4%, 鞘翅目占14.1%, 半翅目、鳞翅目、缨翅目和直翅目所占比例极小(郭柏寿等, 2001; 李孟楼,

2005)。

鞘翅目为动物界最大的目, 共约35万种, 统称甲虫(刘凌云和郑光美, 1997)。在所有传粉昆虫中, 甲虫为最古老的类群之一。其体壁光滑不易携带花粉(Kendell & Solomon, 1973), 且飞行能力较差, 常常不能准确地落到要访问的花朵之上。口器较短不易吸食花蜜, 但适合于咀嚼花粉。因此通过甲虫传粉的花大多构造简单、体积较大、花冠不深呈杯碗状, 颜色一般呈绿色或灰白色, 几乎对昆虫无吸引作用, 但具有强烈气味来吸引昆虫, 花部诱物所处位置易于采食(Fægri & van der Pijl, 1979)。甲虫传粉的植物一般也都较为古老, 如木兰属(*Magnolia*)、林仙科的 *Zygogynum* 属和 *Degeneria* 属植物(Thien, 1980)。但是Steiner(1998)发现甲虫也能够为一些较进化的物种如兰科的 *Ceratandra grandiflora* 传粉, 并通过实验证实了花色对甲虫有吸引作用。

鳞翅目为昆虫纲第二大目, 共约14万种, 分为蝶和蛾两大类(刘凌云和郑光美, 1997)。蝶类和蛾类一般不成群外出觅食, 所获取的食物仅供个体自己消耗。口器都为虹吸式, 善于吸食花蜜, 因此所访问的花大多呈长管状。蝶类在白天活动, 飞行不活跃而经常落在花上, 因此新陈代谢不强, 视觉很好但嗅觉不灵敏, 故一般倾向于访问色泽鲜艳但气味极淡的花朵。而蛾类多数在晚上活动, 飞行活跃, 常绕花盘旋, 从夜间开放的颜色浅淡(多为白色)和香气浓郁的花朵内取食花蜜, 访花吸蜜的同时, 其身体携带并传授花粉(Fægri & van der Pijl, 1979)。

膜翅目为昆虫纲第三大目, 包括蜂、蚁类昆虫, 其种类少于鞘翅目和鳞翅目(刘凌云和郑光美, 1997), 但却是自然界传粉昆虫中种类最多、数量最大的类群。蚁类由于其群居的特性和出色的爬行能力, 具有一定的传粉作用。Hickman(1974)证实了蚁类为 *Polygonum cascadenense* 传粉, 并发现通过蚁类传粉的植物一般生长在干热地区, 蜜量很少, 不足以吸引大型传粉昆虫, 花很小并离地面很近, 而且同时开放的数量很少。蜜蜂类是较为特化的传粉类群, 有较长的口器和特有的采粉结构(花粉篮和腹毛刷)。蜜蜂吸食花蜜, 体表多毛易于携带花粉, 特别是其幼虫期和成虫期均以花粉和花蜜为食, 因而对花粉和花蜜的需求量大, 有着较高的访花频率和明显的传粉效果。蜂媒花的一般特征为: 两侧对称(便于昆虫着落), 色泽艳丽(常为黄色或蓝色), 具花

蜜, 味清香而不浓烈等(Fægri & van der Pijl, 1979)。

双翅目昆虫分为蚊、蝇两大类。大多数双翅目昆虫喜访问带有臭味(臭味)的十字花科及伞形花科植物, 传粉作用有限(钦俊德, 1987)。其中常见的是食蚜蝇, 主要取食花粉。在南非, Nemestrinidae和Tabanidae科的长吻蝇类是牻牛儿苗科、鸢尾科和兰科一些植物的特化传粉者(Goldblatt & Manning, 2000)。

半翅目的昆虫统称为椿象(true bugs), 姬猎蝽科、盲蝽科、长蝽科、缘蝽科和蝽科昆虫从菊科、伞形科等植物获取蜜汁并传授花粉(钦俊德, 1987)。

缨翅目的蓟马科昆虫尽管个体很小, 但数目众多, 并喜爱在花间飞行, 因此具备一定的传粉能力(Terry, 2002)。

3 昆虫访花行为的研究方法

3.1 访花频率

昆虫访花频率是指单位时间内昆虫的访花次数。这虽然是一项常规的调查, 但十分必要。因为通过记录不同访花者的访花次数, 可以判断访花者的相对频率; 如果结合昆虫单次访花落置在柱头上的花粉量, 就可以对植物的有效传粉者和结实率进行推断。此外, 访花频率还是用来计算昆虫净能量摄入和能量投资的一个指标(Wilson & Thomson, 1991; Kearns & Inouye, 1993)。

从昆虫的角度来讲, 访花频率是由三个变量决定的: (1)昆虫访问单花所需要的时间, 可以细分为昆虫上花并对花进行操作(如钻入花冠中)所需要的时间和摄取花蜜所需要的时间(Harder, 1983); (2)昆虫从一朵花到下一朵花所需要飞行的距离; (3)昆虫从一朵花飞到下一朵要访问的花所需要的时间。有关飞行距离的研究方法见下一部分(3.2节)。对于另外两个时间变量, 有如下三种测量方法。

第一种方法就是直接使用秒表计时。计时可采取两种方式: 先记录不同的单花访问时间, 然后取平均值; 或者跟踪一只昆虫, 记录总的单花访问时间, 然后除以所访问的花数。前一种方式的优点是得到的数据可以对单花访问时间的变化情况进行分析。Gill和Wolf(1975)分别用这两种方式测量了访花者的单花访问时间, 得到了相似的结果。花间飞行时间的测量也可以使用同样的方式。另外, 还可以拿两个秒表同时记录这两个时间: 一个秒表跟踪

一只昆虫, 用来记录整个访花过程所用的时间; 另外一个记录它总的单花访问时间, 二者相减就得到了总的花间飞行时间(Pleasants, 1981), 最后除以访花数, 就得到昆虫访问单花所需要的飞行时间。如果单花访问时间太短不便记录, 可以记录花间飞行总时间, 用总时间减去花间飞行总时间就得到了单花访问总时间(Catar, 1991)。

第二种方法是使用数码摄影机或者照像机将昆虫的访花和飞行过程拍摄下来, 播放录像就可以得到非常准确的时间记录结果(Strickler, 1979; Wasser & Price, 1985; Catar, 1991), 这样可以节省人力。Washitani等(1991)采用的方法是: 用照像机对准所观察的花, 设定为每2 s拍摄一张, 得到了可信的访花结果, 即每10 s就会有传粉者来访花。这种方法的缺点就是费用较高, 要购买录像设备, 并且野外的降水和阳光对设备的损耗很大, 还要提防设备被盗。对于那些通过震动来传粉的植物, 如蜂类在收集花粉时震动花药所发出的声音与在飞行过程中发出的声音并不相同, 可以通过录音机和麦克风来研究其访花频率。Cane和Payne(1988)使用带有高增益前置放大器的录音机和麦克风, 录下几种蜂类对杜鹃花科越桔属(*Vaccinium*)植物访问的整个过程的声音, 之后通过慢放这些声音可以得到每种昆虫的平均单花访问时间、每朵花的昆虫访问数等数据。还可以在笔记本电脑上安装一些设计好的程序, 以方便在野外收集和处理上述时间数据(Pyke, 1982)。具体采用哪种方法, 应该根据实际情况来确定。

在大多数情况下, 只能采用直接观察的方法来研究昆虫的访花频率, 这就是第三种方法。直接观察包括样方法和追踪法。样方法就是取一定大小的样方或者以一定数目的花作为观察目标, 记录单位时间内(通常是15或30 min)来访的所有昆虫; 当在不同时间段多次重复观察后, 还可以了解昆虫访花随时间的动态变化。如Sun等(2007)在研究珙桐(*Davidia involucrata*)的访花昆虫种类及其访花频率时, 每天在昆虫的访花高峰期(10:00–15:00), 选取一定数量的花序, 记录所有访问这些花序的昆虫的种类和数量, 从而得到单位时间内访问单个花序的各种昆虫的数量。追踪法就是追踪一只昆虫, 尽可能连续地记录其整个访花过程, 并记录时间。

3.2 花间运动式样

昆虫的花间运动式样的研究之所以重要, 原因

有四: 其一, 将花间运动与植物性系统、花粉落置量和携带量相结合进行研究, 可以判断花粉流和植物的交配模式(Harder & Barrett, 1996); 其二, 昆虫在花序内或同一植株的不同花序间的运动对自交亲和植物的自交率和异交率均产生重大影响, 即同株异花授粉(geitonogamy)会导致花粉折损(pollen discounting)等生殖消耗(黄双全, 2004); 第三, 可以通过研究野外昆虫的花间运动式样来探讨觅食动力学(Kearns & Inouye, 1993); 第四, 花间运动式样不仅影响昆虫的觅食效率, 从而影响昆虫的种群结构, 而且作用于花部构成和开花式样的进化。

要对传粉昆虫的花间运动式样进行量化, 一般选取两个参数: 一是飞行距离, 即昆虫从一朵花飞到下一朵花的直线距离; 二是方向变化, 即昆虫从一朵花到下一朵花的飞行方向与它飞上第一朵花的方向所成的角度(Waddington, 1979)。方向变化的计量单位是角度, 向左转定义为负角度(从 -1° 到 -180°), 向右转定义为正角度(从 1° 到 180°), 如果飞行方向没有变化, 就记作 0° 。Waddington(1979)和Pyke(1978)对访花昆虫觅食行为的研究表明, 上述量化参数与花的密度和花部资源量有关, 其大小可以影响昆虫的净能量摄入量。当然, 花间运动式样的不同还会对花粉流产生重要影响(Levin *et al.*, 1971)。

以下分别介绍三种实用的野外工作中测量昆虫花间运动式样的量化参数的方法。

其一可称为实时追踪法。Woodell(1978)对昆虫的访花过程进行了实时追踪。他用指南针来测量昆虫飞行中的方向变化(也可以用目测来粗略估计), 用录像机记录整个访花过程, 然后通过重放录像得到每次飞行的方向、距离和时间的数值。虽然整个过程耗时较长, 但是这样做的好处是能够更长时间地跟踪到昆虫。

其二可称为标杆法。就是使用金属桩或者任何方便使用的工具标记昆虫的访花线路。具体做法就是在昆虫访问的花旁边插上一根柱子作为标记(Lewis, 1989; Turchin *et al.*, 1991)。如果对昆虫的飞行线路感兴趣, 还可以在昆虫飞行转弯的地方作上标记。采用这种方法最好两个人分工合作, 一个人跟踪昆虫, 另外一个人在昆虫飞出足够远的距离后插上柱子, 以免惊扰昆虫。同时, 两个人也能更方便地测量标记间的距离。等昆虫离开视野范围后,

就可以根据标记构建昆虫的访花线路, 测量所需要的数值了。

其三可称为绘图法。就是在纸上绘制研究样地的植物分布图, 然后在图上标记昆虫的运动过程。Heinrich(1979)用细线在研究样点圈起边长为15 cm的格子, 然后把每个格子里面的花的分布情况在记录本上画出来。当昆虫访花时, 在构建的“地图”上画出昆虫的访问线路, 就可以得到飞行方向变化的角度了。Olesen和Warncke(1989)将样点划分为 1 m^2 的小样方, 标记样方内所有的花并绘制成图, 在图上记录下昆虫的访花过程, 最后就可以求出飞行距离、角度变化以及飞到最近样方里昆虫的比率。

4 影响昆虫访花行为因素的研究方法

影响昆虫访花行为的因素很多, 每种因素的改变都能够对昆虫的访花行为产生影响, 这无疑为我们研究昆虫的访花行为增加了难度, 要将所有因素都考虑在内将无疑是一件非常复杂而难以完成的工作。一个折中的策略是, 在其他因素维持不变的情况下, 可以选择一些重要因素进行研究, 以便更深入地了解其影响昆虫访花行为的机制, 从而更加准确地预测昆虫的访花行为。如果仅对昆虫访花行为进行描述, 就很难明确花的哪些特征在影响昆虫行为上起作用。

4.1 花部构成

研究花部构成对昆虫访花行为影响的方法通常是通过人工操作改变花的结构。如Johnson等(1995)对*Campanula americana*的花瓣进行了3种处理, 分别将花瓣剪去0%、50%和100%, 来观察花瓣大小对花粉移出、结实率和访花昆虫行为的影响。研究颜色对昆虫访花行为影响的最常用的方法就是用不同颜色的人造花, 比较昆虫对不同颜色的反应。Dafni等(1990)将与花大小相似的不同颜色的塑料碗固定到与真花相同的高度, 记录落置到每个塑料碗上的甲虫数量。Sun等(2007)为了验证珙桐的前期绿色苞片和后期白色苞片对昆虫吸引力的差异, 进行了以下4种处理: (1)去除两个苞片; (2)用绿色复印纸做成相同形状和大小的人工绿色苞片, 替代自然苞片; (3)用白色复印纸做成人工白色苞片替代自然苞片; (4)设置对照组。结果发现处理3和对照的昆虫访花频率显著高于处理1和处理2, 表明珙桐的苞片在开花过程中从绿色变为白色, 增强了对昆虫的

吸引作用。

由于昆虫的视觉和人类的很不一样, 我们所看到的颜色可能在昆虫眼中是另外一种颜色, 解决这个问题就是对植物颜色的反射光谱范围进行检测(Chittka & Menzel, 1992), 然后再进行仿制。

植物为昆虫所提供的报酬是比较容易进行操作处理的, 可以对报酬量进行人为处理来观察昆虫的行为反应。如对花蜜的处理方法通常是直接向花冠中注入蔗糖溶液。Thomson(1989)将35%的蔗糖溶液注入花中, 发现熊蜂(*Bombus* spp.)更喜欢访问这些加了蔗糖溶液的花, 即使在停止加入蔗糖溶液以后也仍然如此。为考察兰科植物欺骗性传粉是否减少了同株异花授粉的可能性, Johnson等(2004)通过在无蜜的*Anacamptis morio*中添加蔗糖溶液进行实验。对花蜜的控制还可以通过隔绝昆虫的访问实现: 如将植物套袋一段时间, 单花的蜜量会显著增加, 然后取下套袋就可以观察昆虫对这些花的访问情况(Cibula & Zimmerman, 1987); 也可以通过为植物浇水来显著增加单花蜜量(Zimmerman, 1983)。减少花粉的方法最简单, 就是直接用镊子对植物进行去雄处理。但是要增加花粉却比较困难, 一般方法就是套袋避免花粉移出; 另外还有一种方法就是粘住花药避免其开裂(Buchmann & Cane, 1989)。

与花的颜色和结构相比, 花提供的报酬可能对访花者的影响更大, 这就需要组合方法来操作花部构成(Fenster *et al.*, 2006)。

4.2 开花式样

近年来大量实验表明, 植物的开花式样在影响传粉者行为上起重要作用(Harder *et al.*, 2004)。可以挑选不同式样大小的花序, 或对花序上已经开放的花进行处理, 改变其开花式样的大小, 让传粉者来选择(Thomson *et al.*, 1982)。为考察传粉昆虫对雌雄同株植物慈姑(*Sagittaria trifolia*)的雌雄花序的访问情况, Huang等(2006)从野生植株中分别挑选了开花式样为3朵、6朵、9朵和12朵雌花的花序(或修剪部分雌花)。由于自然居群中雄花的开花式样一般少于6朵, 为构建大的雄花序, 他们用绿色胶带将2-3个雄花序捆绑在一起, 并将剪下的花枝插入水中保持存活(慈姑为挺水植物, 单花期为一天)。结果表明, 与自然开放的花相比, 昆虫对这些人工处理花的访问没有减少。

在不同的植物中来研究不同的开花式样, 可以

按照所需要的方式来设计(包括花序内花的数量和排列方式), 这样花枝上的花朵就可以同时提供给昆虫进行访问(Thomson *et al.*, 1982)。

4.3 开花时间和雌雄异熟

花的吸引力与花开放的时间有关。不同物种花的寿命或单花期差别甚大, 如有的兰花单花期达一月有余, 不少植物才几个小时。处于不同开放时期的花在结构、颜色、报酬上存在变化, 从而影响访花者的行为。据Weiss(1995)统计, 至少77科植物的花色随时间而变化。花色的变化往往伴随报酬的变化, 给访花者提供了视觉信号, 有利于减少它们对后期花的访问, 从而提高传粉效率。

雌雄异熟也能够对昆虫的访花行为产生较大的影响。雌雄同体植物的雌雄两性功能(即花粉散布和柱头可受性)在时间上的分离, 在花内、花序或者植株水平都有出现(Barrett, 1998)。Wyatt(1981)提出昆虫并不总是在一个高度水平上访花, 而是访问同一个花序上的很多单花, 昆虫产生这种访花行为式样的原因就是被访植物为雌雄异熟。许多雌雄同体花的雌花长在花序下部而雄花生长在顶端, 如前面提到的慈姑, 花序从下往上开花, 因此昆虫就从下往上访问。这种自下而上的访花方式得到了许多实验证据的支持(Proctor & Yeo, 1973; Corbet *et al.*, 1981; 张挺峰等, 2006)。另外, 在单花水平上, Langenberger和Davis(2002)在对一年生完全雄性先熟植物*Carum carvi*的研究中发现, 雌性阶段分泌的花蜜量明显多于雄性阶段, 因而在雌性阶段具有更高的昆虫访问频率。

因此, 在进行昆虫传粉行为的研究当中, 需要考虑雌雄异熟的因素, 不宜直接比较昆虫对不同单花期植物的访问行为。正确的做法是, 在对一个植物物种进行传粉生物学研究之前, 首先要了解该物种的开花物候和单花期, 以及随着时间的推移该物种在单花和群体水平上是否发生了什么变化, 从而可以进一步研究这些变化与所要观察的昆虫访花行为之间的密切联系。

4.4 夜间访花昆虫的研究方法

开花超过12 h的植物就可能接受到夜间和白天活动的传粉者的访问, 蜂类也可能访问一些“蛾类传粉花”(Cruden, 1973)。因此, 到底是夜间还是白天的传粉者为该类植物的生殖成功做出了更多的贡献, 需要我们使用相关手段去研究。最直接的方法

就是进行传粉观察, 白天活动的传粉者的观察方法在上文中已做了介绍, 但是光线不足为我们进行夜间观察带来了很大的困难。使用红外夜视仪可以较好地解决这个问题。但是如果条件购买, 还可以采用补充光源的办法。夜间传粉昆虫主要是蛾类, 而绝大部分蛾类对红光不敏感, 因此可以用红色透明玻璃纸罩住光源进行照明(Willson & Bertin, 1979)。Erhardt(1991)发现用手电筒直接照射访花的蛾类可能使其受到惊吓, 但是光束旁边散射出的微光不会影响其访花, 可作为照明光源。蜂类很少进行夜间传粉。Somanathan和Borges(2001)通过听绿翅木蜂(*Xylocopa tenuiscapa*)飞行时震动翅膀的声音来记录其访花情况, 通过手电筒放出的微光来观察其他传粉者。另外还可以设计一些陷阱来捕捉夜间访花昆虫, 或者使用带有夜视装置的摄像机拍摄整个夜间昆虫访花的过程, 来确定访花昆虫的种类。

为确定夜间访花昆虫是否有传粉作用, 可以采用一种方法替代直接观察。即用套袋的方法对植物进行两种处理: 一是将花朵白天套袋晚上打开, 让其接受夜间访问者的访问; 第二种处理就是将花朵晚上套袋白天打开, 让其接受白天传粉者的访问。通过对照比较花柱头上花粉的落置量或者结实率来判断白天或夜间哪类传粉者对植物的生殖成功的贡献更大(Young, 2002; Huang & Fenster, 2007)。

4.5 群落水平上昆虫行为的研究方法

当两种或多种同域植物花期重叠时, 它们可能会与所研究的植物竞争传粉者(Levin & Anderson, 1970; Caruso, 2000)。传粉竞争可能会降低同种花粉在柱头上落置的数量和质量, 进而可能降低植物的生殖成功和异交率(Campbell, 1985; Harder & Barrett, 1996)。相反, 具有丰富报酬的植物物种, 可能因为吸引了更多的传粉者, 从而提高了该地区的传粉者的丰度, 进而使同域分布的其他物种得到了更好的传粉, 这就是磁力物种效应(magnet species effect)(Thomson, 1978) 或曰传粉促进作用(pollination facilitation)(Feldman *et al.*, 2004; Ghazoul, 2006)。传粉竞争和传粉促进这两种效应的强度都主要是由传粉者在同域分布的植物所构成的群落内的运动式样决定的, 因此, 在群落水平上进行昆虫行为的研究具有重要的理论和实践意义。

为了更好地验证昆虫的访花行为对同域分布植物的生殖成功的影响, 一般需要对植物进行移植

并按实验要求进行排列。Bell等(2005)对同域分布并都产生蓝色两侧对称花的*Mimulus ringens*和*Lobelia siphilitica*进行了研究。他们构建了四种实验排列样方, 其中两个样方只有*Mimulus ringens*, 而另外两个样方则混种了这两种植物。通过访花观察发现, 42%的植物间的昆虫移动发生在物种间, 昆虫这种物种间的访问导致*Mimulus ringens*柱头上的同种花粉量降低, 从而降低了其结实率和异交率。

Johnson等(2003)将无蜜的兰科植物*Anacamptis morio*移植到包括多种有蜜植物的群落中, 发现它与单一种植该种植物的群落相比, 接受到了更多熊蜂的访问, 柱头的花粉落置量和花粉移出量更多。他们还同时进行了选择实验, 将含有10朵*A. morio*新鲜花的花序绑在竹棍上, 距离紫色的有蜜植物*Allium schoenoprasum*和黄色的有蜜植物*Lotus corniculatus*各20 cm, 前者的颜色和形状与*A. morio*更为相似。结果显示, 访问*A. schoenoprasum*后的熊蜂更倾向去访问紫色的*A. morio*。这说明并不是所有的有蜜植物都能产生传粉促进作用。

Fontaine等(2005)的研究则更为复杂: 他们选取3种报酬易于获得的植物作为开放花功能群, 3种报酬较难获得的植物作为具花管功能群, 分别构建两种花单独种植和混植共3种样方。然后选取3种口器很短的食蚜蝇作为蝇类群体、3种口器较长的熊蜂作为蜂类群体, 同时构建包括以上两类昆虫的混合群体。让这3种昆虫群体分别访问3种植物样方, 即一共构成9种处理, 每种重复4次。通过这种方法来研究群落水平上昆虫与植物的相互作用关系。

5 结语

在自然界中, 传粉昆虫到底是趋向于访问一种植物, 还是更喜欢访问多种植物, 或一种植物只接受某一类传粉者访问, 即自然传粉系统是特化的(specialized)还是泛化的(generalized), 是近年来传粉生态学家与进化生物学家争论的焦点之一。那么, 开展植物群落水平上访花昆虫行为的研究, 设计针对性实验, 探讨访花行为对植物的生殖生态产生的影响, 将为探寻植物与传粉者相互作用模式和传粉者选择对植物花部分化的影响提供实验证据。

对传粉昆虫行为的研究, 需要考虑昆虫的认知生态学、花的特征和报酬等的变异(Chittka & Thomson, 2001), 同时还要注意多种因素间的相互

影响,开展多组合和对照实验,对各种因素的实际作用进行检验。本文结合部分实例对传粉昆虫行为的研究方法进行了探讨,希望能够为我国开展相关领域研究的学者提供有益的参考资料,促进我国动植物相互作用研究的发展。

参考文献

- Barrett SCH (1998) The evolution of mating strategies in flowering plants. *Trends in Plant Science*, **3**, 335–341.
- Barrett SCH, Harder LD (1996) Ecology and evolution of plant mating. *Trends in Ecology and Evolution*, **11**, 73–79.
- Bell JM, Karron JD, Mitchell RJ (2005) Interspecific competition for pollination lowers seed production and outcross in *Mimulus ringens*. *Ecology*, **86**, 762–771.
- Buchmann SL, Cane JH (1989) Bees assess pollen returns while sonicating *Solanum* flowers. *Oecologia*, **81**, 289–294.
- Campbell DR (1985) Pollen and gene dispersal: the influences of competition for pollination. *Evolution*, **39**, 418–431.
- Cane JH, Panye JA (1988) Foraging ecology of the bee *Habropoda laboriosa* (Hymenoptera: Anthophoridae), an oligoecoge of blueberries (Ericaceae: *Vaccinium*) in the southeastern United States. *Annals of the Entomological Society of America*, **81**, 419–427.
- Caruso CM (2000) Competition for pollination influences selection on floral traits of *Ipomopsis aggregate*. *Evolution*, **54**, 1546–1557.
- Catar RV (1991) A test of risk-sensitive foraging in wild bumble bees. *Ecology*, **72**, 888–895.
- Chittka L, Menzel R (1992) The evolutionary adaptation of flower colors and the insect pollinators' color vision. *Journal of Comparative Physiology A*, **171**, 171–181.
- Chittka L, Thomson JD (2001) *Cognitive Ecology of Pollination: Animal Behavior and Floral Evolution*. Cambridge University Press, New York.
- Cibula DA, Zimmerman M (1987) Bumblebee foraging behavior: changes in departure decisions as a function of experimental nectar manipulations. *American Midland Naturalist*, **117**, 386–394.
- Corbet SA, Cuthill I, Fallows M, Harrison T, Hartley G (1981) Why do nectar-foraging bees and wasps work upwards on inflorescences? *Oecologia*, **51**, 79–83.
- Cruden RW (1973) Reproductive biology of weedy and cultivated *Mirabilis* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany*, **60**, 802–809.
- Dafni A, Bernhardt P, Shmida A, Ivri Y, Greenbau S, O'Toole C, Losito L (1990) Red bowl-shaped flower: convergence for beetle pollination in the Mediterranean region. *Israel Journal of Botany*, **39**, 81–92.
- Erhardt A (1991) Pollination of *Dianthus superbus* L. *Flora*, **185**, 99–106.
- Fægri K, van der Pijl L (1979) *The Principles of Pollination Ecology*, 3rd edn. Pergamon Press, Oxford.
- Feldman TS, Morris WF, Wilson WG (2004) When can two plant species facilitate each other's pollination? *Oikos*, **105**, 197–207.
- Fenster CB, Cheely G, Dudash MR, Reynolds RJ (2006) Nectar reward and advertisement in hummingbird-pollinated *Silene virginica* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, **93**, 1800–1807.
- Fontaine C, Dajoz I, Meriguet J, Loreau M (2006) Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. *PLoS Biology*, **4**, 129–135.
- Ghazoul J (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, **94**, 295–304.
- Gill FB, Wolf LL (1975) Foraging strategies and energetics of East African sunbirds at mistletoe flowers. *The American Naturalist*, **109**, 491–510.
- Goldblatt P, Manning JC (2000) The long-proboscid fly pollination system in southern Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **87**, 146–170.
- Guo BS (郭柏寿), Yang JM (杨继民), Xu YB (许育彬) (2001) Problems and research advance of the pollination insects. *Southwest China Journal of Agricultural Sciences* (西南农业学报), **14**(4), 102–108. (in Chinese with English abstract)
- Harder LD (1983) Flower handling efficiency of bumble bees: morphological aspects of probing time. *Oecologia*, **57**, 274–280.
- Harder LD, Barrett SCH (1996) Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: *Floral Biology: Studies on Floral Evolution in Animal-Pollinated Plants* (eds Lloyd DG, Barrett SCH), pp. 140–190. Chapman and Hall, New York.
- Harder LD, Jordan CY, Gross WE, Routley MB (2004) Beyond florcentrism: the pollination function of inflorescences. *Plant Species Biology*, **19**, 137–148.
- Heinrich B (1979) Resource heterogeneity and patterns of movement in foraging bumblebees. *Oecologia*, **40**, 235–245.
- Heinrich B, Raven PH (1972) Energetics and pollination ecology. *Science*, **176**, 597–602.
- Hickman JC (1974) Pollination by ants: a low-energy system. *Science*, **184**, 1290–1292.
- Huang SQ (黄双全) (2004) On several scientific terms in pollination biology and their Chinese translation. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **42**, 284–288. (in Chinese with English abstract)
- Huang SQ, Fenster CB (2007) Absence of long-proboscid pollinators for long-corolla-tubed Himalayan *Pedicularis* species: implication for the evolution of corolla length. *International Journal of Plant Sciences*, **168**, 325–331.
- Huang SQ (黄双全), Guo YH (郭友好) (2000) New advances in pollination biology. *Chinese Science Bulletin* (科学通报), **45**, 225–237. (in Chinese)
- Huang SQ, Tang LL, Sun JF, Lu Y (2006) Pollinator response to female and male floral display in a monoecious species and its implications for the evolution of floral dimorphism. *New Phytologist*, **171**, 417–424.
- Johnson SD, Peter CI, Ågren J (2004) The effects of nectar addition on pollen removal and geitonogamy in the non-rewarding orchid *Anacamptis morio*. *Proceedings of the Royal Society B*, **271**, 803–809.
- Johnson SD, Peter CI, Nilsson LA, Ågren J (2003) Pollination success in a deceptive orchid is enhanced by co-occurring rewarding magnet plants. *Ecology*, **84**, 2919–2927.

- Johnson SG, Delph LF, Elderkin CL (1995) The effect of petal-size manipulation on pollen removal, seed set, and insect-visitor behavior in *Campanula americana*. *Oecologia*, **102**, 174–179.
- Kearns CA, Inouye DW (1993) *Techniques for Pollination Biologists*. University Press of Colorado, Niwot, CO.
- Kendall DA, Solomon MF (1973) Quantities of pollen on the bodies of insects visiting apple blossoms. *Journal of Applied Ecology*, **10**, 627–634.
- Langenberger MW, Davis AR (2002) Temporal changes in floral nectar production, reabsorption, and composition associated with dichogamy in annual caraway (*Carum carvi*, Apiaceae). *American Journal of Botany*, **89**, 1588–1598.
- Levin DA, Anderson WW (1970) Competition for pollinators between simultaneously flowering species. *The American Naturalist*, **104**, 455–465.
- Levin DA, Kerster HW, Niedzlek M (1971) Pollinator flight directionality and its effect on pollen flow. *Evolution*, **25**, 113–118.
- Lewis AC (1989) Flower visit consistency in *Pieris rapae*, the cabbage butterfly. *Journal of Animal Ecology*, **58**, 1–13.
- Li ML (李孟楼) (2005) *Resource Entomology* (资源昆虫学). China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese)
- Liu LY (刘凌云), Zheng GM (郑光美) (1997) *General Zoology* (普通动物学), 3rd edn. Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)
- Olesen JM, Warncke E (1989) Temporal changes in pollen flow and neighbourhood structure in a population of *Saxifraga hirculus* L. *Oecologia*, **79**, 205–211.
- Pellmyr O (2002) Pollination by animals. In: *Plant-Animal Interactions: An Evolutionary Approach* (eds Herrera CM, Pellmyr O), pp. 157–184. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Pleasants JM (1981) Bumblebee response to variation in nectar availability. *Ecology*, **62**, 1648–1661.
- Proctor MCF, Yeo PF (1973) *The Pollination of Flowers*. Collins, London.
- Pyke GH (1978) Optimal foraging in bumblebees and coevolution with their plants. *Oecologia*, **36**, 281–293.
- Pyke GH (1982) Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. *Ecology*, **63**, 555–573.
- Qin JD (钦俊德) (1987) *The Relationship Between Insects and Plants* (昆虫与植物的关系). Science Press, Beijing. (in Chinese)
- Real L (1983) *Pollination Biology*. Academic Press, Florida.
- Somanathan H, Borges RM (2001) Nocturnal pollination by the carpenter bee *Xylocopa tenuiscapa* (Apida) and the effect of floral display on fruit set of *Heterophragma quadriloculare* (Bignoniaceae) in India. *Biotropica*, **33**, 78–89.
- Steiner KE (1998) The evolution of beetle pollination in a South African orchid. *American Journal of Botany*, **85**, 1180–1193.
- Strickler K (1979) Specialization and foraging efficiency of solitary bees. *Ecology*, **60**, 998–1009.
- Sun JF, Gong YB, Renner SS, Huang SQ (2008) Multifunctional bracts in the dove tree *Davidia involucrata* (Nysaceae: Cornales): rain protection and pollinator attraction. *The American Naturalist*. (in press)
- Terry I (2002) Thrips: the primeval pollinators? In: *Thrips and Tospoviruses: Proceedings of 7th International Symposium in Thysanoptera* (eds Marullo R, Mound LA), pp. 157–162. Australian National Insect Collection, Canberra.
- Thien LB (1980) Patterns of pollination in the primitive angiosperms. *Biotropica*, **12**, 1–13.
- Thomson JD (1978) Effect of stand composition on insect visitation in two-species mixtures of *Hieracium*. *American Midland Naturalist*, **100**, 431–440.
- Thomson JD (1989) Reversal of apparent preferences of bumble bees by aggression from *Vespula* wasps. *Canadian Journal of Zoology*, **67**, 2588–2591.
- Thomson JD, Maddison WP, Plowright RC (1982) Behavior of bumble bee pollinators of *Aralia hispida* Vent. (Araliaceae). *Oecologia*, **54**, 326–336.
- Turchin P, Odendaal FJ, Rausher MD (1991) Quantifying insect movement in the field. *Environmental Entomology*, **20**, 955–963.
- Waddington KD (1979) Flight patterns of three species of sweat bees (Halictidae) foraging at *Convolvulus arvensis*. *Journal of the Kansas Entomological Society*, **52**, 751–758.
- Waser NM, Price MV (1985) The effect of nectar guides on pollinator preference: experimental studies with a montane herb. *Oecologia*, **67**, 121–126.
- Washitani I, Namai H, Osawa R, Niwa M (1991) Species biology of *Primula sieboldii* for the conservation of its lowland-habitat population. I. Inter-clonal variations in the flowering phenology, pollen load and female fertility components. *Plant Species Biology*, **6**, 27–37.
- Weiss MR (1995) Floral color change: a widespread functional convergence. *American Journal of Botany*, **82**, 167–185.
- Wilson EO (1992) *The Diversity of Life*. W. W. Norton, New York.
- Willson MF, Bertin RI (1979) Flower-visitors, nectar production, and inflorescence size of *Asclepias syriaca*. *Canadian Journal of Botany*, **57**, 1380–1388.
- Wilson P, Thomson JD (1991) Heterogeneity among floral visitors leads to discordance between removal and deposition of pollen. *Ecology*, **72**, 1503–1507.
- Woodell SRJ (1978) Directionality in bumblebees in relation to environmental factors. In: *The Pollination of Flowers by Insects* (ed. Richards AJ), pp. 31–39. Academic Press, London.
- Wyatt R (1981) The reproductive biology of *Asclepias tuberosa*. II. Factors determining fruit-set. *New Phytologist*, **86**, 375–385.
- Young HJ (2002) Diurnal and nocturnal pollination of *Silene alba* (Caryophyllaceae). *American Journal of Botany*, **89**, 433–440.
- Zhang TF (张挺峰), Duan YW (段元文), Liu JQ (刘建全) (2006) Pollination ecology of *Aconitum gymnantrum* (Ranunculaceae) at two sites with different altitudes. *Acta Phytotaxonomica Sinica* (植物分类学报), **44**, 362–370. (in Chinese with English abstract)
- Zimmerman M (1983) Plant reproduction and optimal foraging: experimental nectar manipulations in *Delphinium nelsonii*. *Oikos*, **41**, 57–63.

(责任编辑: 时意专)